

УДК 576.985.421 + 591.54

© 1995

**К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ПАРАМЕТРОВ ДВУХСТУПЕНЧАТОЙ
ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ РЕАКЦИИ, РЕГУЛИРУЮЩЕЙ СЕЗОННОЕ
РАЗВИТИЕ НИМФ КЛЕЩА *IXODES RICINUS* (ACARINA: IXODIDAE)**

В. Н. Белозеров

Экспериментальное изучение эффекта фотопериодических воздействий на нимф *Ixodes ricinus* показало, что двухступенчатая фотопериодическая реакция участвует у них не только в индукции и предотвращении морфогенетической диапаузы, но также в процессах ее поддержания и прекращения. По величине критического фотопериода короткодневной реакции насосавшиеся нимфы ленинградской популяции обнаруживают полное сходство с голодными нимфами (18 час. света при 18° и 16 ч света при 25°), но ответ последних отличается большей четкостью. Длиннодневная реакция у сытых нимф также термолabile, хотя от температуры здесь зависит не порог реакции (при 18 и 25° он равен 18 ч света), а эффективность фотопериодических воздействий.

Регуляция сезонного развития нимф европейского лесного клеща *Ixodes ricinus* L. осуществляется с помощью сложной, двухступенчатой фотопериодической реакции, представляющей сочетание двух последовательных элементарных реакций – короткодневной и длиннодневной (Белозеров, 1966, 1967, 1972, 1981, 1988; Бабенко, 1967, 1970). Такой тип фотопериодической регуляции развития известен теперь у многих членистоногих (Заславский, 1972, 1975, 1984).

Наличие антагонистических компонентов в механизме фотопериодической регуляции у нимф *I. ricinus* обеспечивает возможность возникновения сезонных задержек развития, обусловленных морфогенетической диапаузой, в ответ на воздействия как коротким (короткодневная диапауза), так и длинным днем (длиннодневная диапауза) (Белозеров, 1972). С этим, по-видимому, связано появление диапаузирующих нимф данного клеща, напивавшихся не только в конце, но и в начале теплого сезона (Бабенко, 1967, 1973). Функциональное значение альтернативных фотопериодических реакций не ограничивается, однако, индукцией диапаузы (или ее предотвращением). Обе реакции участвуют в процессах поддержания и прекращения диапаузного состояния. Короткодневная реакция обеспечивает, в частности, реактивацию нимф, находившихся в состоянии длиннодневной диапаузы (Заславским, 1972, этот процесс назван «короткодневной сенсibilизацией»), в результате чего они приобретают способность реагировать на длину дня по нормам длиннодневной реакции. У реактивированных нимф длиннодневные фотопериоды становятся стимулами возобновления морфогенетических процессов, ведущих к превращению нимф во взрослых клещей (Белозеров, 1972, 1981, 1988).

К настоящему времени относительно подробно изучены свойства и параметры короткодневного компонента двухступенчатой реакции, регулирующей развитие нимф *I. ricinus* (Белозеров, 1970, 1971, 1972). В меньшей степени исследованы свойства ее длиннодневного компонента. В предлагаемой статье приведены

материалы дальнейшего изучения обоих компонентов этой реакции, полученные в опытах с сытыми нимфами и позволяющие углубить представления о механизмах фотопериодической регуляции сезонного развития клеща *I. ricinus* и, в частности, поддержания и прекращения у него нимфальной морфогенетической диапаузы.¹

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Опыты проведены с клещами *Ixodes ricinus* ленинградской популяции (F₁ лабораторной культуры, основанной от самок из Приозерского р-на Ленинградской обл.). Партию голодных нимф содержали при 25° и длиннодневном фотопериоде (СТ 20 : 04),² т. е. в режиме, обеспечивавшем индукцию скрытой длиннодневной диапаузы, которая у насосавшихся нимф проявляется в виде продолжительной задержки развития (Белозеров, 1970, 1971). Подготовленный таким образом материал был использован для одновременного изучения эффектов короткодневных и длиннодневных фотопериодических воздействий на сытых нимф. Нимф в возрасте 4–5 и 7–8 мес., накормленных на белых мышах, сразу после насыщения помещали в различные фотопериодические режимы (СТ 0 : 24, 6 : 18, 12 : 12, 14 : 10, 16 : 8, 18 : 6, 20 : 4, 24 : 0) при 18 и 25°, а через 30 дней переносили в стандартный длиннодневный режим (СТ 20 : 4) при 18°. До переноса и на протяжении последующих 6–8 мес. проводили регистрацию состояния подопытных нимф, что позволило проследить динамику их превращения в имаго в зависимости от фотопериодических условий, а затем количественно оценить параметры фотопериодического эффекта (как косвенного, короткодневного, связанного с реактивацией сытых нимф, так и прямого, длиннодневного, связанного со стимуляцией у них метаморфоза). Прямой эффект оценивали по количеству нимф (в %), перелинявших на имаго за 90 дней после насыщения. Косвенный эффект оценивали по увеличению количества нимф, перелинявших на имаго за последующий 90-дневный период (т. е. по разнице в процентах нимф, перелинявших на 180-й и 90-й дни после насыщения). Для внесения поправок (в связи с возможной спонтанной реактивацией нимф) в схему опыта был введен контрольный вариант с короткодневным режимом содержания сытых нимф (СТ 12 : 12 при 18 и 25°). Эти опыты были проведены в двух повторностях (с нимфами в возрасте 4–5 и 7–8 мес.), каждая из которых включала 16 опытных и 2 контрольных варианта. Всего использовано 814 насосавшихся нимф (по 20–25 нимф в каждом варианте).

Дополнительные опыты были проведены для выяснения стимулирующего эффекта фотопериодических воздействий на реактивированных нимф. В этих опытах были использованы нимфы, накормленные в возрасте 6–7 мес. и содержавшиеся до питания в длиннодневных условиях (СТ 20 : 4) при 18°. Помещению накормленных нимф в различные фотопериодические режимы при 18° (по схеме предыдущих опытов) предшествовала 45-дневная реактивирующая обработка (холодовая или короткодневная). В остальном схема опытов оставалась неизменной. В этих опытах использовано 427 реактивированных нимф (по 14–19 и по 30–32 нимфы в каждом варианте опытов с клещами 6- и 7-месячного возраста соответственно).

¹ Автор пользуется случаем поблагодарить Н. М. Насонкину за постоянную помощь в проведении опытов.

² Для обозначения фотопериодов (свето-темновых циклов, СТ) использовали соотношение продолжительности в часах светлой (первая цифра) и темной (вторая цифра) фаз. Например, СТ 20 : 4 означает фотопериод с 20 ч света и 4 ч темноты.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фотопериодические условия содержания сытых нимф, как показали проведенные исследования, оказывают характерное воздействие на длиннодневную морфогенетическую диапаузу, индуцированную у них до питания.

Нимфы, накормленные в возрасте 7–8 мес., обнаруживали закономерные различия в динамике превращения во взрослых клещей, обусловленные фототермическими условиями их содержания на протяжении 1 мес. после насыщения (рис. 1, А, Б).

При повышенной температуре (25°) длиннодневные фотопериоды с 18–24 ч фотофазой (рис. 1, А) обеспечивали быстрое прекращение диапаузного состояния и линьку всех (в условиях СТ 20 : 4) или большинства нимф (75 и 87 % в условиях СТ 18 : 6 и 24 : 0 соответственно), начинавшуюся через 30 дней после их насыщения (в этот период нимфы содержались при 25°) и заканчивавшуюся на протяжении последующих 30 дней (в этот период и далее клещи содержались в условиях 18° при СТ 20 : 4). Одновременно с ними превращалась в имаго и незначительная доля нимф (от 8 до 20 %), которые были экспонированы в течение 1 мес. в короткодневных фотопериодах (от СТ 6 : 18 до СТ 16 : 8) при 25°. Неперелинявшие нимфы длительно сохраняли затем диапаузное состояние (в условиях 18° и СТ 20 : 4). Лишь через 2.5–3 мес. в указанных условиях у нимф после короткодневной экспозиции возобновлялась линька на имаго. Нимфы, экспонировавшиеся в длиннодневных условиях, к линьке не приступали до конца наблюдений. Важно отметить, что в контрольном короткодневном варианте (СТ 12 : 12) нимфы также сохраняли диапаузное состояние в течение 8 мес. после насыщения.

При умеренных температурах (18°) стимулирующий линьку эффект длиннодневных фотопериодов (с фотофазой в 18–24 ч света в сутки) был намного слабее (рис. 1, Б), чем при 25°. Линька на имаго в течение 2 мес. периода после насыщения нимф происходила здесь лишь у единичных особей (4–8 %). Основная часть их (после длиннодневной экспозиции) или все нимфы (после короткодневной экспозиции) в условиях 18° и СТ 20 : 4 сохраняли диапаузное состояние. Линька их в этих условиях начиналась также лишь 2.5–3 мес. спустя после смены фотопериодического режима (при сохранении температурного режима в 18°). По времени возобновления линьки и по ее динамике в условиях 18° и СТ 20 : 4 эти нимфы практически не отличались от нимф, которых на протяжении первого месяца после насыщения содержали в 25°. В обоих случаях после короткодневной экспозиции последующие линочные превращения происходили значительно быстрее, чем у нимф после длиннодневной экспозиции (при сочетании с температурой 25° длиннодневные фотопериоды вообще препятствовали дальнейшему возобновлению линьки у тех нимф, которые не смогли перелинять сразу после 1 мес. экспозиции). Одинаковы были нимфы из обоих температурных режимов и по реакции на короткодневные воздействия: стабильность этих условий в контрольных вариантах обеспечивала длительное сохранение у них диапаузы (в течение 6 мес. и более после их насыщения).

Сходные результаты в отношении эффекта различных фотопериодических воздействий при 25 и 18° были получены и в опытах с нимфами, накормленными в более молодом возрасте (4–5 мес. после линьки) и также детерминированными на возникновение длиннодневной морфогенетической диапаузы (благодаря содержанию их до питания в условиях длинного дня и 25°).

Средние по этим двум опытам представлены на рис. 2, наглядно иллюстрирующем особенности реакций сытых диапаузирующих нимф *I. ricinus* на различные фотопериодические воздействия (продолжительностью в 1 мес.) при двух исследованных температурах.

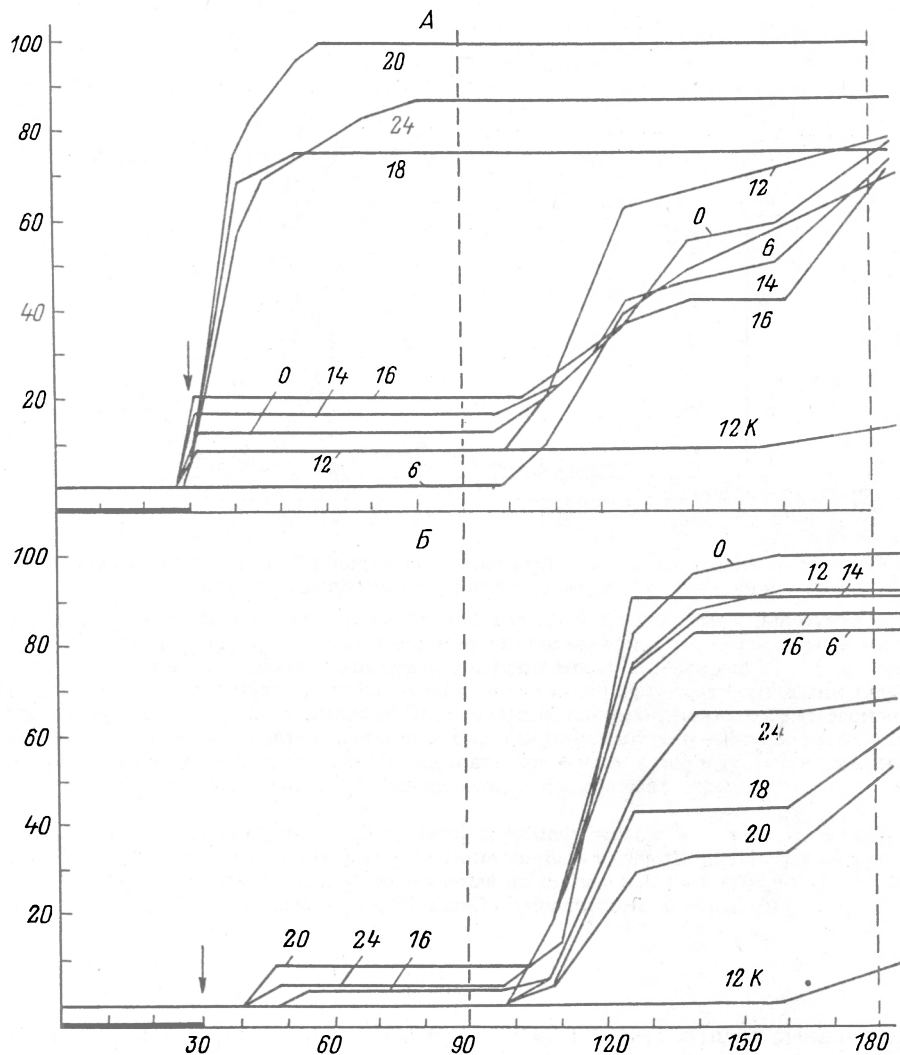


Рис. 1. Динамика превращения в имаго у нимф *Ixodes ricinus* после 30-дневной экспозиции в различных фотопериодах (числа у кривых — продолжительность светлой фазы в часах) при 25° (А), при 18° (Б). С 30-го дня нимфы содержались в 18° и СТ 20 : 4 (кроме контрольного варианта 12 к, содержавшегося в СТ 12 : 12).

По оси ординат — процент нимф, перелинявших имаго; по оси абсцисс — дни после насыщения нимф.

Fig. 1. Dynamics of moulting to adults in engorged nymphs of *Ixodes ricinus* after 30-day exposition at 25° (А) or 18° (Б) and different photoperiods (arabic numbers as hours of photophase).

Сплошные кривые с треугольниками (светлые и черные) на этом рисунке иллюстрируют прямой эффект указанных фотопериодических воздействий в отношении стимуляции метаморфоза у диапазирующих нимф. При 18° (светлые треугольники) прямая фотопериодическая стимуляция развития практически отсутствует и лишь единичные диапазирующие нимфы в ответ на длиннопериодические воздействия быстро превращаются во взрослых клещей. При более высоких температурах (25°), как видно на рис. 2, — сплошные кривые с черными треугольниками,

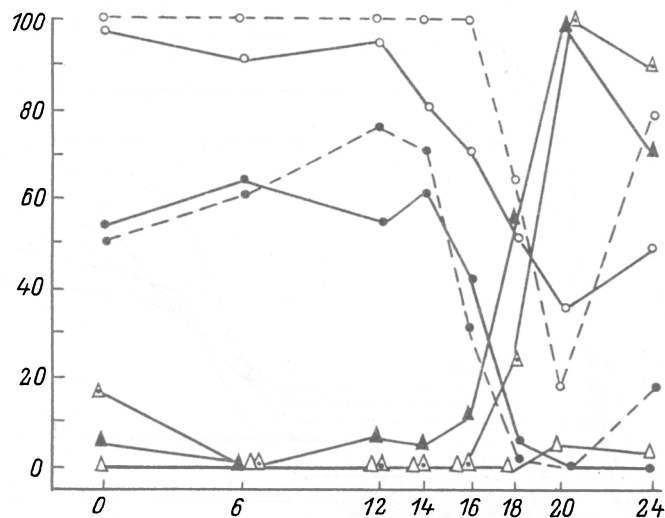


Рис. 2. Характеристика двухступенчатой фотопериодической реакции, регулирующей развитие и диапаузу нимф *Ixodes ricinus* (ленинградская популяция).

Кривые с треугольниками — прямой эффект фотопериодических воздействий на сытых нимф (стимуляция метаморфоза по нормам длиннодневной реакции); кривые с кружками — реактивационный эффект (по нормам короткодневной реакции); сплошные линии — при реактивации сытых нимф, пунктир — при реактивации голодных нимф; черные значки — воздействие фотопериодом на протяжении первых 30 дней при 25°, светлые значки — то же при 18°; светлые треугольники с точкой — реактивированные сытые нимфы, светлые и черные треугольники — сытые нимфы в состоянии длиннодневной диапаузы. По оси ординат — процент развивающихся нимф, по оси абсцисс — фотопериоды (часы света в сутках).

Fig. 2. Two-step photoperiodic reaction controlling development and diapause in nymphs of *Ixodes ricinus* (Leningrad population). Triangles — direct effect of photoperiods on engorged nymphs. Circles — indirect, reactivating effect of photoperiods on unfed nymphs (broken lines) and on engorged nymphs (solid lines). Black symbols — effect at 25°, white symbols — at 18°.

длиннодневные воздействия (СТ 24 : 0, 20 : 4 и 18 : 6) оказывают мощный стимулирующий эффект, тогда как в фотопериодах с более короткой фотофазой (от СТ 16 : 8 до 6 : 18) и в темноте (СТ 0 : 24) практически все нимфы сохраняют диапаузу. Критический фотопериод этой длиннодневной реакции при 25° находится, таким образом, в области СТ 18 : 6, где стимуляция развития наблюдается у 50 % нимф.

На рис. 2 представлена еще одна кривая со светлыми треугольниками (отмеченными точкой), иллюстрирующая результаты дополнительных опытов с реактивированными нимфами. Хорошо видно, что данная кривая, отражающая реакцию на фотопериодические воздействия при 18° у нимф, прошедших предварительную холодовую или короткодневную реактивацию, практически совпадает с рассмотренной выше кривой, соответствующей длиннодневной реакции диапаузирующих нимф при 25°. Стимуляция метаморфоза у реактивированных нимф при 18° возможна также лишь в условиях длинного дня (СТ от 18 : 6 до 24 : 0). При более коротком дне (СТ 16 : 8 и короче) или в темноте нимфы к метаморфозу не приступают из-за возникновения у них короткодневной диапаузы. Таким образом, критический фотопериод данной длиннодневной реакции отличается термостабильностью и при обеих изученных температурах (18 и 25°) он лежит в области СТ 18 : 6. Однако эту реакцию нельзя считать термостабильной, так как от температуры

здесь зависит эффективность фотопериодических воздействий. Данная реакция имеет, без сомнения, температурный порог, выше которого (при 25°) диапаузирующие нимфы обнаруживают способность к реакции на длиннодневные воздействия, тогда как ниже его (при 18°) они не реагируют на длиннодневный фотопериод.

Сплошные кривые с кружками на рис. 2 иллюстрируют косвенный эффект фотопериодических воздействий, связанный с осуществлением у сытых диапаузирующих нимф процессов короткодневной реактивации (сенсibilизации) и с приобретением ими благодаря этому способности реагировать на длину дня по нормам длиннодневной реакции. Весьма существенно, что по характеру и параметрам короткодневной реакции сытые нимфы, как следует из материалов данного исследования, обнаруживают полное сходство с голодными нимфами этой же географической формы *I. ricinus* (из Ленинградской обл.), исследованными нами ранее (Белозеров, 1970). Для сопоставления этих данных на рис. 2 приведены данные и по короткодневной реакции голодных нимф (в виде пунктирных кривых с кружками: светлые — для 18° и черные — для 25°). Напомним, что у голодных нимф эта реакция детерминирует характер развития после насыщения: без диапаузы — в ответ на короткодневные воздействия или с диапаузой — в ответ на длиннодневные воздействия (Белозеров, 1970, 1972). У сытых нимф в состоянии морфогенетической диапаузы короткодневная реакция обеспечивает реактивацию (в условиях короткого дня) или поддержание диапаузного состояния (в ответ на длиннодневные воздействия при умеренной температуре).

Сопоставление сплошных и пунктирных кривых с кружками показывает полное соответствие короткодневных реакций у голодных и сытых нимф. Особенно наглядно это проявляется в отношении величины критического фотопериода, который как у голодных, так и сытых нимф при 18° равен СТ 18 : 6, а при 25° снижается до СТ 16 : 8, т. е. обнаруживает четкую зависимость от температуры, характерную для фотопериодических реакций короткодневного типа (Данилевский, 1961; Заславский, 1984).

ОБСУЖДЕНИЕ

Изложенные материалы опытов с сытыми нимфами *I. ricinus* показали, что регуляция развития у них на этой стадии осуществляется при участии двух альтернативных фотопериодических реакций — длиннодневной и короткодневной. У голодных нимф функционирование такой 2-членной регуляторной системы было установлено ранее (Белозеров, 1970–1972). Одним из следствий этого механизма и связанной с ним 2-ступенчатой фотопериодической реакции является то, что морфогенетическая диапауза, проявляющаяся в виде остановки развития сытых нимф, по своей природе может быть двоякой: либо короткодневной (когда она возникает в ответ на короткодневные воздействия, т. е. по нормам длиннодневной реакции), либо длиннодневной (когда ее возникновение индуцируется при воздействии длинным днем на голодных нимф, т. е. по нормам короткодневной реакции). Различия между этими разновидностями диапаузы касаются не только способов ее индукции, но также поддержания и прекращения диапаузного состояния. В случае короткодневной диапаузы все эти процессы связаны только с длиннодневной реакцией. Выход из состояния длиннодневной диапаузы обязательно связан с осуществлением 2-ступенчатой, короткодневно-длиннодневной реакции, при которой одна элементарная реакция (короткодневная) предшествует другой, альтернативной элементарной реакции (длиннодневной) и является ее предпосылкой.

Если три основных этапа развития диапаузы обозначить как индукцию диапаузы (с возникновением присущих этому состоянию свойств в виде остановки развития и изменения нормы реакции), реактивацию (с восстановлением нормы реакции, свойственной активно развивающимся организмам) и стимуляцию развития (с возобновлением морфогенетических процессов), то в исследованном нами случае длиннодневной диапаузы *I. ricinus* первые два этапа являются результатом короткодневной реакции, причем для индукции диапаузы необходим длинный день (который обеспечивает затем и поддержание диапаузы этого состояния), а реактивация осуществляется при воздействии на диапаузирующих нимф коротким днем (в результате чего у них восстанавливается способность реагировать на длинный день по нормам длиннодневной реакции). Термин «короткодневная сенсификация», предложенный Заславским (1970), весьма удачно отражает сущность процессов, происходящих при фотопериодической реактивации членистоногих с длиннодневной диапаузой. Последний этап (стимуляция морфогенетических процессов) связан с реакцией на длинный день по нормам длиннодневной реакции. Уместно отметить, что морфогенетическая диапауза у *I. ricinus* (как и у ряда других иксодовых клещей – см. Белозеров, 1981, 1988) сопровождается сохранением фотопериодической чувствительности, которая утрачивается после возобновления развития.

Полученные нами материалы показали, что элементарные фотопериодические реакции, связанные с регуляцией развития и диапаузы нимф *I. ricinus*, имеют качественный, пороговый характер (рис. 2). Критический фотопериод длиннодневной реакции у нимф исследованной ленинградской популяции отличается термостабильностью (СТ 18 : 6 при 18 и 25°), тогда как у короткодневной реакции он термолабилен и уменьшается при повышении температуры (СТ 18 : 6 при 18° и СТ 16 : 8 при 25°). Существенно, что в указанных отношениях сытые и голодные нимфы обнаруживают полное сходство (но ответ голодных нимф на длину дня в случае короткодневной реакции по сравнению с насосавшимися нимфами отличается большей четкостью). Для короткодневной реакции нимф *I. ricinus* характерна и закономерная географическая изменчивость критического фотопериода (при 18° он соответствует СТ 18 : 6 – у ленинградских и СТ 16.5 : 7.5 – у молдавских клещей) (Белозеров, 1966). К сожалению, о географической изменчивости критического фотопериода длиннодневной реакции у нимф этого клеща пока ничего не известно.

По основным закономерностям фотопериодической регуляции развития и диапаузы нимфы клеща *I. ricinus* обнаруживают большое сходство со свободноживущими насекомыми, регуляция сезонного развития которых также основывается на 2-ступенчатых фотопериодических реакциях, в частности с представителями отряда Coleoptera – кокцинеллидой *Chilocorus bipustulatus* (Заславский, 1970–1973, 1984), и жуками из рода *Pterostichus* (Thiele, 1971, 1977; Ferenz, 1975; Hölters, 1981) и *Agonum* (Белоусов, Горышин, 1982). Следует подчеркнуть, что критический фотопериод длиннодневной реакции у жука *Ch. bipustulatus* также термостабилен (Заславский, 1970), а в отношении географической изменчивости этого фотопериода у жуков известны случаи как наличия ее (с закономерным уменьшением критического фотопериода с севера на юг у *Ch. bipustulatus* – Заславский, 1973, и у *A. assimile* – Белоусов, Горышин, 1982), так и отсутствия (у скандинавских и центрально-европейских популяций *P. nigrita* этот фотопериод одинаков – Ferenz, 1975). К сожалению, нет данных по зависимости критического фотопериода короткодневной реакции у жуков и других насекомых с 2-ступенчатой фотопериодической реакцией от температуры. Но у сугубо короткодневных насекомых повышение температуры всегда вызывает уменьшение критического фотопериода (Данилевский, 1961; Тыщенко, 1972; Заславский, 1984), т. е. температурные изменения фотопе-

риодического порога имеют у них такое же направление, как и у нимф *I. ricinus* с 2-ступенчатой реакцией. Географическая изменчивость критического фотопериода короткодневной реакции (закономерное уменьшение с севера на юг) у жуков *P. nigrita* (Ferenz, 1975) и клеща *I. ricinus* одинакова.

Характерной чертой 2-ступенчатых фотопериодических реакций, которая уже отмечалась в литературе (Горышин, 1977, 1981), является сходство порогов элементарных реакций, наглядно проявляющееся в перекресте соответствующих им фотопериодических кривых. Это наблюдается во всех исследованных случаях — у жуков *Ch. bipustulatus* (Заславский, 1984), *P. nigrita* (Ferenz, 1975, 1977) и *P. angustus* (Hölter, 1982), бабочки *Heliothis zea* (Адкиссон, Роч, 1972) и клеща *I. ricinus* (рис. 2). По мнению Горышина (1977, 1981), сходство порогов короткодневной и длиннодневной реакций свидетельствует об единой системе оценки фотопериодической информации, основанной на качественном принципе. Вряд ли с этим мнением можно полностью согласиться, если оно подразумевает тождество эталонов для кодирования фотопериодической информации, реализуемой при регуляции сезонного развития. Фактический материал не дает оснований для вывода о тождестве этих порогов. Правильнее считать, что мы имеем здесь дело с важной экологической адаптацией, поскольку сходство критических фотопериодов (а отнюдь не их тождество) является основным инструментом в сезонной ориентации, т. е. при различении сезонов, отличающихся по направлению изменений длины дня. Нельзя не подчеркнуть в этой связи, что сходство критических фотопериодов (а соответственно и перекрест кривых), как следует из полученных нами данных, наблюдается только при умеренных температурах, которые характерны для начала и конца теплого сезона, когда может возникнуть необходимость в сезонной ориентации, но оно отсутствует при повышенных температурах, характерных в природе для середины теплого сезона, когда сезонная ориентация излишня, а организмы больше нуждаются в корректировке сезонного развития соответственно погодным условиям. И такая корректировка обеспечивается, по-видимому, благодаря изменениям в реакциях членистоногих, находящихся в состоянии длиннодневной диапаузы, под влиянием повышения температуры. По крайней мере у диапаузирующих сытых нимф *I. ricinus* повышение температуры, как мы видели, вызывает приобретение способности реагировать на длиннодневные воздействия, в результате чего у них без длительной реактивации происходит возобновление развития, что позволяет им перелинять на имаго до конца теплого сезона.

Данная работа была выполнена частично благодаря поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 93-04-7667).

Список литературы

- Адкиссон П., Роч С. Х. Фотопериодизм и сезонная дискриминация у насекомого // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л., 1972. С. 102–111.
 (Бабенко Л. В.) Babenko L. V. Diapause in nymphs of *Ixodes ricinus* // Wiad. parazytol. 1967. Т. 13. Р. 517–524.
 Бабенко Л. В. Некоторые черты экологии нимф *Ixodes ricinus* // Второе акарол. совещ. Т. 1 (тез. докл.). Киев, 1970. С. 43–46.
 (Бабенко Л. В.) Babenko L. V. On the ecology of *Ixodes ricinus* nymphs // Proc. 3rd Intern. Congr. Acarol. Prague, 1973. Р. 451–457.
 Белозеров В. Н. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 1. Зависимость поведения голодных и развития сытых нимф от фотопериодических условий // Мед. паразитол. 1966. Т. 35. С. 723–729.

- Белозеров В. Н. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 2. Разные формы диапаузы нимф и особенности их регуляции у клещей ленинградской популяции // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 3. С. 279–287.
- Белозеров В. Н. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 3. Фотопериодическая реакция голодных нимф // Паразитология. 1970. Т. 4, вып. 2. С. 139–145.
- Белозеров В. Н. Нимфальная диапауза у клеща *Ixodes ricinus*. 5. Влияние смены фотопериодического режима содержания голодных нимф на их развитие после насыщения // Паразитология. 1971. Т. 5, вып. 6. С. 481–487.
- Белозеров В. Н. Инверсия фотопериодической реакции при регуляции развития и диапаузы у нимф клеща *Ixodes ricinus* и механизмы этого феномена // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л., 1972. С. 175–192.
- Белозеров В. Н. Экологические ритмы у иксодовых клещей и их регуляция // Паразитол. сб. 1981. Т. 30. С. 22–46.
- Белозеров В. Н. Фотопериодизм и сезонное развитие иксодовых клещей: Автореф. дис. ... докт. биол. н. Л., 1988. 40 с.
- Белоусов И. А., Горышин Н. И. О функциональной автономности элементарных реакций в двухступенчатой фотопериодической реакции жухлицы *Agonum assimile* // Вест. ЛГУ. 1982. № 21. С. 5–12.
- Горышин Н. И. Свойства чувствительной к длине дня стадии и ее роль в механизме фотопериодической реакции насекомых // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. С. 559–572.
- Горышин Н. И. Экологическая концепция фотопериодизма насекомых в свете новых экспериментальных данных // Фотопериодическая регуляция сезонных явлений у членистоногих и растений. Л., 1981. С. 23–59.
- Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961. 243 с.
- Заславский В. А. Географические расы *Chilocorus bipustulatus*. 1. Два типа фотопериодической реакции, контролирующей имагинальную диапаузу у северной расы // Зоол. журн. 1970. Т. 49. С. 1354–1365.
- Заславский В. А. Двухступенчатые фотопериодические реакции как основа для разработки модели фотопериодического контроля развития членистоногих // Энтомол. обзор. 1972. Т. 51. С. 217–239.
- Заславский В. А. Географические расы *Chilocorus bipustulatus*. 2. Единство механизма фотопериодического контроля развития у разных географических популяций // Зоол. журн. 1973. Т. 52. С. 64–68.
- Заславский В. А. Распространенность ступенчатых фотопериодических реакций среди насекомых и клещей // Энтомол. обзор. 1975. Т. 54. С. 291–304.
- Заславский В. А. Фотопериодический и температурный контроль развития насекомых. Л., 1984. 180 с.
- Тыщенко В. П. О сходстве основного механизма фотопериодической реакции насекомых и растений // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л., 1972. С. 112–137.
- Ferenz H.-J. Anpassungen von *Pterostichus nigrita* F. an subarktische Bedingungen // Oecologia (Berl.). 1975. Bd 19, S. 49–57.
- Ferenz H.-J. Two-step photoperiodic and hormonal control of reproduction in the female beetle, *Pterostichus nigrita* // J. Insect Physiol. 1977. Vol. 23. P. 671–676.
- Hölters W. Untersuchungen zur Steuerung des Kurztag- und Langtag-Prozesses der Gonadenreifung bei *Pterostichus angustus* Dft. // Zool. Jahrb. (Physiol.) 1981. Bd 85. S. 426–461.
- Thiesle H.-U. Die Steuerung der Jahresrhythmik von Carabiden durch exogene und endogene Faktoren // Zool. Jahrb. (Syst.) 1971. Bd. 98. S. 341–371.
- Thiele H.-U. Measurement of daylength as a basis for photoperiodism and annual periodicity in the carabid beetle *Pterostichus nigrita* // Oecologia (Berl.). 1977. Bd. 30. S. 331–348.

A DESCRIPTION OF SOME PARAMETERS OF TWO-STEP PHOTOPERIODIC
REACTION CONTROLLING SEASONAL DEVELOPMENT OF NYMPHS IN THE EUROPEAN
FOREST TICK, *IXODES RICINUS* L. (ACARINA: IXODIDAE)

V. N. Belozarov

Key words: *Ixodes ricinus*, nymphs, seasonal photoperiodism, critical photoperiods.

SUMMARY

In nymphs of *Ixodes ricinus* both induction or prevention, and also maintenance or cessation of morphogenetic diapause are controlled by two-step photoperiodic reaction of shortday-longday type. Unfed and engorged nymphs of Leningrad population of this tick are characterized by similar critical photoperiods of the shortday elementary reaction at 18° (18 hours of light p. d.) and at 25° (16 hours of light p. d.), but photoperiodic response of unfed nymphs is more distinct. The longday elementary reaction in engorged nymphs is also thermolabile, but dependence on temperature is characteristic here not for critical photoperiod (18 hours of light p. d. at 18 and 25°), but for an efficiency of longday influences.